

Morphologische und sinnesphysiologische
Untersuchungen zur Entstehung der
Lageinformation in der Statocyste
von *Astacus leptodactylus*

1902

Armin Stein

Morphologische und sinnesphysiologische Untersuchungen
zur Entstehung der Lageinformation in der Statocyste
von *Astacus leptodactylus*

Dissertation der Fakultät für Biologie

der

Ludwig - Maximilians - Universität

München



Vorgelegt von

Armin Stein

aus

Breslau

Oktober 1981



1. Berichterstatter Prof. Dr. H. Schöne
2. Berichterstatter Prof. Dr. M. Renner

Tag der mündlichen Prüfung: 30. 07. 82

Herrn Prof. Dr. H. Schöne danke ich sehr für die Überlassung des Themas und sein ständiges Interesse am Verlauf der Arbeit.

1. Inhalt und Aufbau

1. Einleitung

1.1. Forschungsgegenstand

1.2. Forschungsfragen und Hypothesen

1.3. Bedeutung der vorliegenden Arbeit für die Fachwissenschaft

1.4. Aufbau der Arbeit

1.5. Zusammenfassung

2. Ergebnisse

2.1. Ergebnisse der empirischen Untersuchung

2.1.1. Deskriptive Ergebnisse

2.1.2. Inferentielle Ergebnisse

2.1.3. Ergebnisse der Analyse der Zusammenhänge

2.1.4. Ergebnisse der Analyse der Unterschiede

2.1.5. Ergebnisse der Analyse der Trends

2.2. Interpretation der Ergebnisse

2.2.1. Interpretation der deskriptiven Ergebnisse

2.2.2. Interpretation der inferentiellen Ergebnisse

2.2.3. Interpretation der Ergebnisse der Analyse der Zusammenhänge

2.2.4. Interpretation der Ergebnisse der Analyse der Unterschiede

2.2.5. Interpretation der Ergebnisse der Analyse der Trends

2.3. Diskussion der Ergebnisse

2.3.1. Bewertung der Ergebnisse der empirischen Untersuchung

2.3.2. Bewertung der Ergebnisse der Analyse der Zusammenhänge

2.3.3. Bewertung der Ergebnisse der Analyse der Unterschiede

2.3.4. Bewertung der Ergebnisse der Analyse der Trends

2.4. Zusammenfassung und Ausblick

2.4.1. Zusammenfassung der Ergebnisse

2.4.2. Ausblick auf zukünftige Forschung

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung	1
B. Material und Methodik	
1. Allgemein	2
2. Präparationstechnik	2
3. Morphologische Untersuchung	3
4. Bestimmung der tangentialen Statolithenver- schiebung	3
5. Versuchsgeräte	3
6. Definitionen	5
C. Ergebnisse	
1. Morphologie der Statocyste, Bewegung der Sinneshaare und des Statolithen	
a) Sinneshaarpolster	7
b) Sinneshaare	8
c) Orientierung und Bewegung der Sinneshaare	8
d) Die tangentielle Statolithenverschiebung bei natürlicher Reizung	9
2. Augenbewegung intakter Tiere bei Lageänderungen	
a) Drehung um die Längsachse	10
b) Drehung um die Querachse	10
c) Drehung um die Zwischenachsen q und s	10
3. Künstliche Reizung der Sinneshaare	
a) Bewegung der Sinneshaare des lateralen Bereiches (l) der Statocyste	11
b) Bewegung von Sinneshaaren im vorderen Bereich (r) und im hinteren Bereich (c) der Statocyste	12
c) Bewegung der Sinneshaare in den Zwischen- bereichen (cl, rl) der Statocyste	12

D. Diskussion

- | | |
|--|----|
| 1. Statolithenorgan und rezeptoradäquater Reiz | 13 |
| 2. Die kompensatorische Augenbewegung | 15 |
| 3. Die Wirkung der Einzelhaarreizung | 17 |

E. Zusammenfassung

19

Literaturverzeichnis

Abbildungen

A. Einleitung

Bei dekapoden Krebsen (Crustacea) sind die Statocysten für die Orientierung der Tiere über ihre Lage im Raum verantwortlich. Zur Arbeitsweise dieser Organe wurden von KÜHN (1914), SCHÖNE (1951, 1952, 1954) und HISADA et al. (1969) Untersuchungen durchgeführt. Bei Drehungen um Längs- oder Querachse zeigten die Tiere Augenbewegungen im Gegensinn der Drehung, die als kompensatorische Augenbewegungen bezeichnet werden. Als Rezeptoren des Schwerkraftreizes kommen die Sinneshaare auf dem Statocystenboden in Frage.

Verhaltensphysiologische sowie elektrophysiologische Untersuchungen deuten darauf hin, daß als der rezeptoradäquate Reiz die durch die Scherung des Statolithen hervorgerufene Abbiegung der Sinneshaare anzusehen ist (COHEN et al. 1953, SCHÖNE 1954, COHEN 1955, 1960, SANDEMAN und OKAJIMA 1972, OZEKI et al. 1978, TAKAHATA und HISADA 1979, JANSE 1980, TAKAHATA 1981).

Aufgabe der Arbeit war es, zur Klärung der Entstehung der Lageinformation in den Statocysten und ihrer Übertragung in Lagereaktionen beizutragen. Hierzu wurde zunächst die Morphologie des Sinneshaarpolsters der Statocysten eingehend untersucht. Dann wurde die Scherung des Statolithen auf dem Sinneshaarpolster messend erfaßt und schließlich wurden die kompensatorischen Augenbewegungen bei verschiedenen Körperlagen, sowie bei Reizung einzelner Sinneshaargruppen gemessen.

Bisher wurde bei vergleichbaren Versuchen jeweils nur die Komponente der Augenbewegung registriert, die in der Neigungsebene des Tieres lag, also bei Seitwärtsneigung die dorso-ventrale Komponente. Hier wird versucht die Bewegung der Augen in allen drei Dimensionen zu messen und ihre kompensatorische Leistung zu erfassen.

B. Material und Methodik

1. Allgemein

Untersucht wurden 60 Tiere (nur ♂♂) der Art *Astacus leptodactylus* (Eschscholz) mit einer Körpergröße, ohne Scheren, von 12 - 15,5 cm. Die Tiere waren aus der Türkei importiert worden. Sie wurden bis zum Beginn der Versuchsserien in einem flachen, gut belüfteten Becken von 1,3 m² Bodenfläche (80 Liter) gehalten, anschließend in kleineren Aquarien mit 0,12 - 0,64 m² Bodenfläche.

2. Präparationstechnik

Wenigstens eine Woche vor dem Beginn der Versuche wurden den Tieren die Scheren, sowie das Rostrum abgeschnitten. Die zweiten Antennen wurden gekürzt. Sämtliche Eingriffe waren auf mehrere Tage verteilt und wurden von den Tieren gut überstanden. Nach dem Entfernen des Rostrums wird im Schaftglied der 1. Antenne (Antennula) der Eingang zur Statocyste sichtbar. Von ihrem distalen und medialen Rand aus, wurden die Teile der dorsalen Wandung des Antennulengliedes nach proximal und lateral entfernt. Das Statocystenbläschen lag dann frei.

Bei Verletzung des Blutlakunensystems wurden feine Tampons zwischen Innenwand des Antennulengliedes und Statocystenbläschen gelegt, um das Einfließen des Blutes in das Statocystenbläschen zu vermeiden.

In einem zweiten Arbeitsgang (nach Stunden bis Tagen) wurde der dorsale Teil des Statocystenbläschens abgetragen. Der Statolith wurde entweder mit der Pinzette vom Sinneshaarpolster abgehoben oder durch den Strahl einer feinen Pipette abgespült. Für die Versuche wurden stets beidseitig entstatete Tiere verwendet. Kontrollversuche zu Beginn der

Präparation sowie vor und nach der Öffnung des Statocystenbläschens zeigten, daß der operative Eingriff keinen Einfluß auf die gemessene Reaktion hat.

3. Morphologische Untersuchung

Zur Untersuchung der statischen Haare von *Astacus leptodactylus* wurde in 4%iger Formaldehydlösung fixiertes Material verwendet. Die Präparate wurden in Methylmethacrylat nach RATHMAYER (1962) eingebettet und mit dem Microtom geschnitten (Schnittdicke 8 μ - 12 μ).

Übersichtsaufnahmen von in Glutaraldehyd fixierten Statocysten wurden am Rasterelektronenmikroskop angefertigt.

4. Bestimmung der tangentialen Statolithenverschiebung

Frische Präparate der Statocysten wurden in einem Gefäß mit von Harreveld Lösung (von HARREVELD 1936) befestigt, das mit einem Binokular starr verbunden war. Zur Bestimmung der tangentialen Statolithenverschiebung wurden Präparat und Binokular langsam seitwärts, d.h. um eine zur horizontal gehaltenen Längsachse des Tieres parallele Achse gedreht. Die Statolithenverschiebung wurde mit einem Meßokular abgelesen.

5. Versuchsgeräte

Gerät I diente zur Messung der dreidimensionalen kompensatorischen Augenbewegung bei Drehung der Tiere um verschiedene Achsen (Abb. 1).

Das Versuchsgerät bestand aus einem verschließbaren Tierbehälter. Darüber war eine Halbkugel mit Koordinatenraster derart angebracht, daß sich der Schnittpunkt der gedachten Verlängerung der Augenstielachsen des Versuchstieres im Mittelpunkt des Grundkreises der Halbkugel befand. Visuelle

Einflüsse wurden durch Metallhütchen, die über die Augen der Tiere gestülpt wurden, ausgeschlossen.

Auf jedem Hütchen waren 2 kleine Spiegel befestigt, einer senkrecht zur Augenachse des Tieres (Frontspiegel), der andere senkrecht zu einer um 10° versetzten Achse (Winkelspiegel). Die Spiegel wurden mit dem Lichtbündel einer Mikroskopierleuchte angestrahlt und reflektierten das Licht auf die Halbkugel. Die Lage dieser Lichtpunkte wurde, stets für beide Augen, auf dem Koordinatenraster der Halbkugel in Längen- und Breitengraden registriert (vgl. Abb. 2).

Die komplette Versuchsanordnung konnte von Hand mit einer Genauigkeit $\pm 0,5^{\circ}$ um verschiedene horizontalliegende Achsen geneigt werden. Die Drehung erfolgte langsam in 30° Schritten nach jeder Seite von $0 - 90^{\circ}$. In den verschiedenen Positionen wurde angehalten und die kompensatorische Augenbewegung anhand der Lichtpunkte aufgezeichnet.

Gedreht wurde um folgende Achsen: Nickachse (p), Rollachse (r) und die beiden Zwischenachsen q und s (Abb. 3).

Gerät II diente der Untersuchung der kompensatorischen Augenbewegung bei Reizung einzelner Sinneshaargruppen in der Statocyste. Der Aufbau des Gerätes entsprach dem der Versuchsanordnung I. Das Becken mit dem Versuchstier war jedoch oben offen.

Über einen Mikromanipulator (Leitz Modell L 520138) konnte die Stellung einzelner Sinneshaargruppen verändert werden. Die Veränderung der Haarstellung erfolgte parallel zum Statocystenboden in Richtung der morphologischen Polarisation der Sinneshaare (vgl. Kap. C1c) in drei Schritten von einmal 40μ und zweimal 30μ . Die Auslenkung betrug also $40, 70$ und 100μ .

5 Haargruppen bestehend aus je 5 - 7 Haaren wurden ausgewählt: jeweils eine aus dem vorderen (r), seitlichen (l) und hinteren (c) Bereich des Sinneshaarpolsters und je eine aus den dazwischen liegenden Bereichen (rl und cl) (Abb. 9).

Diese Richtungen entsprechen weitgehend den natürlichen Reizrichtungen bei Drehung um die Achsen p, q, r, s in den Versuchen mit intakten Tieren (vgl. Kap. B6).

6. Definitionen

Die Drehachsen sind im folgenden so definiert, als verliefen sie im Tierkörper. Im Experiment jedoch lagen sie, durch den Dreharm des Versuchsgerätes I (Abb. 1) bedingt, unterhalb des Tieres. Der Unterschied ist für diese Untersuchungen ohne Belang. Die Drehachsen p, q, r, s liegen in der Horizontalebene (Abb. 3).

p = Nickachse, entspricht der Transversalachse des Tieres.

r = Rollachse, entspricht der Längsachse des Tieres.

q = Zwischenachse, ergibt sich von r aus nach einer Drehung von 45° entgegen dem Uhrzeigersinn (von oben gesehen).

s = Zwischenachse, ergibt sich von r aus nach einer Drehung von 45° im Uhrzeigersinn.

Front- und Winkelspiegelachse entsprechen jeweils dem Einfallslot auf dem Front- bzw. Winkelspiegel (Abb. 2). Die Frontspiegelachse wird der Augenstielachse gleichgesetzt.

Messung der Augenbewegung

Aus den Koordinatenwerten der von Front- und Winkelspiegel auf die Kugel reflektierten Lichtpunkte (vgl. Abb. 2) werden die Winkel φ , γ und δ der Augenstellung errechnet. Die geometrischen Zusammenhänge zeigt die Abb. 4B:

g = Winkel zwischen Augenstielachse und senkrechter Projektion dieser Geraden auf die Äquatorebene. Der Winkel bezeichnet den dorso-ventralen (d-v) Anteil der Augenbewegung. Er wird als positiv bzw. negativ angegeben, wenn sich das Auge von der Ruhestellung aus nach dorsal (d) bzw. ventral (v) bewegt.

φ = Winkel zwischen der Geraden, die durch die senkrechte Projektion der Augenstielachse auf die Äquatorebene bestimmt ist und der p-Achse. Der Winkel bezeichnet den rostro-caudalen (r-c) Anteil der Augenbewegung. Er ist positiv bzw. negativ, wenn sich das Auge von der Ruhestellung aus nach rostral (r) bzw. caudal (c) bewegt.

δ = Winkel zwischen dem Längskreis durch die Augenstielachse und dem Großkreis, der die Augenstielachse und die Achse des Winkelspiegels schneidet. Der Winkel bezeichnet die Augenrollung. Er wird als positiv bezeichnet, wenn der nach rostral weisende Teil des Augenstiels in dorsaler Richtung bewegt wird. Das bedeutet für das linke Auge von außen gesehen Rollung im Uhrzeigersinn, und für das rechte Auge Rollung entgegen dem Uhrzeigersinn.

Bei normaler Körperhaltung sind die Augenstiele von *Astacus leptodactylus* schräg nach vorne oben gerichtet (Abb. 5). Ihre Position beträgt dabei im Mittel $\varphi = 22^\circ$, $g = 26^\circ$ und $\delta = 0^\circ$. Diese Position wurde als Ausgangsstellung (= Nullstellung) der Augen gewählt. In den Abbildungen geben also die Winkel φ , g und δ die kompensatorische Augenbewegung, von dieser Nullstellung ausgehend, wieder.

C. E r g e b n i s s e

1. Morphologie der Statocyste, Bewegung der Sinneshaare und des Statolithen

a) Sinneshaarpolster

Die Statocysten von *Astacus leptodactylus* befinden sich im basalen Glied der ersten Antennen (= Antennulen; Abb. 6). Die dorsal liegende, etwa dreieckige Öffnung des Statocystenbläschens wird durch mehrere Schichten von Deckhaaren verschlossen. Die Ausmaße der Statocysten betragen in der Breite 1,9 - 2,5 mm und in der Länge 2,6 - 3,5 mm. Die Neigung des etwas konkaven Statocystenbodens ist von Tier zu Tier verschieden und beträgt $10 - 30^\circ$ nach außen abwärts bei einer leichten Neigung nach caudal (gegen die Horizontalebene des Tieres).

Die Ausmaße des Sinneshaarpolsters betragen 1,6 - 2,0 mm in der Breite und 2,0 - 2,7 mm in der Länge.

Entsprechend ihrer Lage auf dem Statocystenboden können 2 Gruppen von Sinneshaaren unterschieden werden. Eine erste Gruppe von 16 - 27 Haaren (Längsgruppe) ist am medialen Rand der Statocyste angeordnet. Sie hat meist wenig Kontakt zum Statolithen. Ihre Funktion wurde nicht untersucht. Die zweite Gruppe wird von 84 - 96 Haaren gebildet. Die Haare sind in zwei Reihen etwa sichelförmig angeordnet (Sichelgruppe). Die Haarspitzen zeigen zur Mitte der Statocyste hin. Der Haarschaft schließt mit dem Statocystenboden einen Winkel von etwa 60° ($54 - 76^\circ$) ein. Im hinteren Abschnitt des Sinneshaarpolsters fallen 8 - 10 Haare auf, die nahezu parallel zur Tierquerachse ausgerichtet sind (Quergruppe). Gegen das vordere Ende der Haarsichel zu wird die Doppelreihe der Haare durch eine dritte und manchmal vierte Reihe ergänzt.

b) Sinneshaare

Der Aufbau der Sinneshaare ergibt nach Untersuchungen am Rasterelektronenmikroskop in Übereinstimmung mit Untersuchungen von KINZIG (1918), PANNING (1924), SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) folgendes Bild. Auf einer leichten Erhebung des Statocystenbodens sitzt die tönchchenförmige, längsgerippte Haarbasis. An ihr fällt ein dreieckiger Abschnitt auf, der sogenannte Zahn. Der gegenüberliegende Abschnitt des Haarschaftes wird als Lingula bezeichnet. Der Haarschaft ist in der Längsrichtung eingekerbt. Bei den Haaren der Sichelgruppe ist der innere und bei den Haaren der Quergruppe der äußere Abschnitt gefiedert (Abb. 7).

Die Feinstruktur der Sinneshaare wurde bereits von SCHÖNE und STEINBRECHT (1968) an *Astacus fluviatilis* untersucht. An der Lingula setzt ein langer, fadenartiger Fortsatz aus Chitin an, die sogenannte Chorda. Sie geht in 3 Dendriten über, die eng aneinander liegen und die Ausläufer jeweils einer Sinneszelle darstellen (Abb. 8).

c) Orientierung und Bewegung der Sinneshaare

Durch Lingula und Zahn ist die Symmetrieebene des Sinneshaares bestimmt. Sie wird als die Ebene seiner morphologischen Polarisierung bezeichnet. Serienschnitte und rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen zeigen, daß die Polarisierungsebenen der verschiedenen Sinneshaare etwa zum Mittelpunkt der Haarsichel ausgerichtet sind, wobei die Zahnseite jeweils nach innen weisen. Eine Ausnahme machen die Haare der Quergruppe, die mit ihren Zahnseiten nach caudal weisen (Abb. 7, 9).

An Exuvien und an frischen Statocystenpräparaten kann das Sinneshaar durch Zug an der Chorda bewegt werden. Es bewegt sich in der Polarisierungsebene. Das führt bei den in

der Sichel angeordneten Sinneshaaren zu einer Vergrößerung des Winkels zwischen Haar und Statocystenboden und bei den Haaren der Quergruppe zu einer Verkleinerung dieses Winkels. Beim natürlichen Reizvorgang wird die Haarbewegung durch die tangential wirkende Gewichtskomponente der Statolithenmasse verursacht. Diese ist als tangentielle Statolithenverschiebung meßbar. Sie verursacht einen Zug an der Chorda, wenn sie bei Haaren der Sichelgruppe nach innen, bei Haaren der Quergruppe nach außen gerichtet ist.

d) Die tangentielle Statolithenverschiebung bei natürlicher Reizung

Die Verschiebung des Statolithen wurde während der Drehung des Präparates um eine der Tierlängsachse parallele Achse gemessen. Die Verschiebung hängt von der Drehrichtung (lateral oder medial) und dem Drehbetrag ab. Die Kurve der Drehung des Präparates nach lateral (Maximum bei 90° , Minimum bei 300°) bildet mit der Kurve der Drehung nach medial (Maximum bei 90° , Minimum bei 270°) eine Hysteresisschleife (Abb. 10). Außerdem ist aus dem Verlauf der Kurven jeweils eine größere Verschiebung des Statolithen nach lateral ($82\ \mu$ bzw. 77μ) als nach medial ($54\ \mu$ bzw. 42μ) ersichtlich. Diese Unterschiede sind von der Drehrichtung (lateral oder medial) unabhängig.

Aus den Werten der Statolithenverschiebung lassen sich die Veränderung des Winkels zwischen Haarschaft und Statocystenboden und die Zugbewegung der Chorda berechnen. Geht man von einer Haarlänge von $300\ \mu$ und einem Winkel von 60° zwischen Haarschaft und Statocystenboden aus, so resultiert eine Veränderung des Winkels um $16,5^{\circ}$ bzw. 11° d.h. von 60° auf $76,5^{\circ}$ bzw. 49° . Das Ausmaß der Chordabewegung beträgt $3,4\ \mu$ bei einer Epithelneigung von 90° nach lateral und $2,1\ \mu$ bei einer Epithelneigung von 270° (STEIN 1975).

2. Die Augenbewegung intakter Tiere bei Lageänderungen

a) Drehung um die Längsachse

Die kompensatorische Augenbewegung ist bei Drehung der Tiere um die Längsachse (r) für beide Augen unterschiedlich (Abb. 11a). Das vorangehende Auge (z.B. bei Drehung nach links das linke Auge) bewegt sich bei einer Drehung von 90° in vorwiegend dorsaler Richtung ($g = 20^\circ$, $\varphi = 10^\circ$) während das contralaterale Auge hauptsächlich in ventraler Richtung ausschlägt ($g = -9^\circ$, $\varphi = -1,5^\circ$). Die Augenrollung (Winkel δ) beträgt dabei -14° bzw. 2° (vgl. auch Abb. 15). Die Augenbewegung ist also für das in Drehrichtung vorangehende Auge größer.

b) Drehung um die Querachse

Bei Drehung der Tiere um die Querachse ist die kompensatorische Bewegung beider Augen gleich (Abb. 11b). Sie beträgt bei Neigung der Tiere von 90° kopfaufwärts 11° in rostraler (Winkel φ) und -9° in ventraler Richtung (Winkel g). Bei Neigung kopfabwärts sind die entsprechenden Werte $\varphi = -10^\circ$ und $g = 6^\circ$. Die Augenrollung (Winkel δ) ist mit insgesamt 53° (18° bei Drehung kopfabwärts und -35° bei Drehung kopfaufwärts) vergleichsweise groß.

c) Drehung um die Zwischenachsen q und s

Bei einer Drehung um 90° aus der Nullstellung kopfabwärts führt das jeweils der Drehachse zugekehrte Auge eine Bewegung nach caudal und ventral aus ($\varphi = -7^\circ$ und $g = -3,5^\circ$), bei Drehungen kopfaufwärts eine solche nach rostral und dorsal ($\varphi = 16^\circ$ und $g = 9,5^\circ$) (Abb. 11c, d). Das der Drehachse abgewandte Auge bewegt sich im ersten Fall nach caudal und dorsal ($\varphi = -4,5^\circ$, $g = 16^\circ$), im zweiten nach rostral und ventral ($\varphi = 1,5^\circ$, $g = -10^\circ$).

Die Augenrollung ist für beide Augen gleichgerichtet. Sie beträgt für das der Drehachse zugekehrte Auge bei Drehung kopfabwärts $\delta = 19^\circ$ und bei Drehung kopfaufwärts $\delta = -30^\circ$. Für das andere Auge wurden dabei $\delta = 10,5^\circ$ bzw. $\delta = -19^\circ$ gemessen.

3. Künstliche Reizung der Sinneshaare

Durch künstliche Reizung der Sinneshaare werden Augenbewegungen verursacht, die sich wie die intakter Tiere in ihren dorso-ventralen und rostro-caudalen Komponenten, sowie einer Drehung um die Augenachse darstellen lassen (Abb. 12). Die künstliche Reizung der Sinneshaare löst stets eine Reaktion beider Augen aus. Gereizt wurde durch Abbiegen der Haare in drei Stufen entsprechend einer Tangentialverschiebung um 40, 70 und 100μ . Diese Werte liegen im Bereich der Statolithenverschiebung bei natürlicher Reizung (vgl. Abb. 10). Die folgenden Beschreibungen gelten für die linke Statocyste.

a) Bewegung der Sinneshaare des lateralen Bereiches (1) der Statocyste

Die künstliche Abbiegung der Sinneshaare in der Richtung 1 ist der natürlichen Reizsituation bei der Neigung der linken Statocyste aus ihrer horizontalen Position nach links vergleichbar. Das linke Auge zeigt eine Bewegung vor allem in dorsaler Richtung. Die Werte bei einer Reizung von 100μ betragen $\psi = -0,4^\circ$; $\eta = 3,9^\circ$; $\delta = -1,3^\circ$ (Abb. 12a). Das rechte Auge wird nach ventral und caudal bewegt und weist zudem noch eine Drehung um die Augenlängsachse auf ($\psi = -3,0^\circ$; $\eta = -5,6^\circ$; $\delta = 6,3^\circ$) (Abb. 12a).

b) Bewegung von Sinneshaaren im vorderen Bereich (r)
und im hinteren Bereich (c) der Statocyste

Die künstliche Reizung der Sinneshaare in den Bereichen r und c entspricht der natürlichen Abbiegung bei Neigung der Statocyste aus der horizontalen Lage nach vorne oder hinten. Reizung der Sinneshaare im vorderen Bereich (r) der Statocyste (entspricht der Polarisationsrichtung r) führt zu einer gleichgerichteten Bewegung beider Augen (Abb. 12b). Die Werte bei einer Reizung von 70μ betragen im Mittel $\varphi = -2,3^\circ$; $g = 0,6^\circ$; $\delta = 3,6^\circ$.

Reizung der Sinneshaare im hinteren Bereich (c) der Statocyste (entspricht der Polarisationsrichtung c) verursacht ebenfalls eine gleichgerichtete Bewegung beider Augen (Abb. 12c). Sie beträgt bei Reizung von 70μ im Mittel $\varphi = 2,5^\circ$; $g = -1,3^\circ$; $\delta = -3,4^\circ$.

c) Bewegung der Sinneshaare in den Zwischenbereichen
(cl, rl)

Die künstliche Reizung der Sinneshaare in den Bereichen cl und rl entspricht der natürlichen Abbiegung bei Neigung der Statocyste aus der horizontalen Lage in eine zwischen vorn und seitlich bzw. zwischen seitlich und hinten verlaufende Richtung.

Als Reaktion der Augen läßt sich jeweils eine Bewegung feststellen, die zwischen der Augenbewegung nach Reizung der rostralen und lateralen bzw. der caudalen und lateralen Haargruppen liegt (Abb. 12d, e). Bei einer Reizung von 100μ im Bereich cl beträgt die Augenbewegung für das linke Auge $\varphi = 4,1^\circ$; $g = 3,0^\circ$; $\delta = -4,1^\circ$ und für das rechte Auge $\varphi = 0,9^\circ$; $g = -3,9^\circ$; $\delta = -3,3^\circ$. Die gleiche Reizgröße führt im Bereich rl zu einer Bewegung des linken Auges von $\varphi = -3,9^\circ$; $g = 3,3^\circ$; $\delta = 5,5^\circ$ und des rechten Auges von $\varphi = -2,8^\circ$; $g = -1,9^\circ$; $\delta = 3,7^\circ$.

D. Diskussion

1. Statolithenorgan und rezeptoradäquater Reiz

Die vorliegenden Untersuchungen der Statocyste von *Astacus leptodactylus* bestätigen bisherige Ergebnisse über den Bau der Statocyste von Astaciden (KINZIG 1918, PANNING 1924). Sie zeigen darüber hinaus eine morphologische Polarisierung der Sinneshaare auf, der eine physiologische Polarisierung entspricht.

Aus dem Bau der Sinneshaare läßt sich zunächst auf folgenden Reizvorgang schließen. Das Sinneshaar wird um ein Gelenk abgebogen, das aus dem Zahn und dem angrenzenden Haarschaft gebildet wird (Abb. 8). Der Haarschaft dient dabei als eine Art Hebel für die Bewegung der Chorda, die dem Gelenk gegenüber am Haarschaft an der Lingula ansetzt. Die Lingula und damit die Chorda werden durch die "Abbiegung" des Haares auf- und abbewegt. Die Chorda gleitet durch den Boden der Statocyste. Ihre Bewegung stellt den Reiz für die daran anschließenden Sinneszellen dar.

Dieser Mechanismus bringt es mit sich, daß die Chordabewegung am größten ist, wenn das Haar in der Ebene seiner morphologischen Polarisierung bewegt wird. Diese ist die Symmetrieebene des Haares, sie wird durch die Linie Gelenk - Lingula bestimmt. Bei einer Bewegung des Haares außerhalb dieser Ebene ist die Chordabewegung kleiner. Sie wird theoretisch Null, wenn das Haar quer ($= 90^\circ$) zur Polarisierungsebene bewegt wird, so daß die Lingula auf gleicher Höhe wie das Gelenk bleibt (vgl. Abb. 8).

Durch die Scherung des Statolithen auf dem Sinneshaarpolster werden somit diejenigen Sinneshaare maximal gereizt, deren Polarisierungsebenen mit der Scherungsrichtung

übereinstimmen. Dabei wird bei den Haaren der Sichelgruppe die Spannung der Chorda erhöht, wenn das Haar zur Mitte des Sinnesepithels hin abgebogen wird, sie wird verringert, wenn das Haar aufgerichtet wird. Aus der annähernd kreisförmigen Anordnung der Polarisations-ebenen muß geschlossen werden, daß die Abbiegung eines Haares mit dem Winkelabstand seiner Polarisationsrichtung zur Scherungsrichtung cosinusförmig abnimmt (SCHÖNE 1975). Diese Folgerung wird durch elektrophysiologische Untersuchungen bestätigt (OZEKI et al. 1978, TAKAHATA und HISADA 1979).

Die Kurve der Statolithenverschiebung weist eine Hysteresis auf (vgl. Abb. 10), d.h. einen von der Drehrichtung abhängigen Unterschied im Kurvenverlauf. Aus elektrophysiologischen Untersuchungen an Gleichgewichtsorganen von Hummern (COHEN 1955), Rochen (LOWENSTEIN und ROBERTS 1949), Fröschen (PRECHT 1978) und Krebsen (TAKAHATA und HISADA 1979) ist dieses Phänomen ebenfalls bekannt. Als Ursachen kommen Reibung der Statolithenmassen, unterschiedliche Abbiegungseigenschaften der Sinneshaare und Inhomogenitäten des reizübertragenden Apparates in Frage. Aber auch zentralnervöse und neurale Eigenschaften sind als Quelle dieser Hysteresis denkbar.

Die Kurve der Statolithenverschiebung zeigt eine weitere Besonderheit. Der absolute Betrag des Maximums ist größer als der des Minimums. Das könnte folgendermaßen erklärt werden. Die Haare des Sichelbereiches sind in ihrer Ruhestellung bereits nach medial zum Statocystenboden hin geneigt (vgl. Abb. 6, 8). Daraus ergibt sich, daß eine größere Auslenkung der Sinneshaare und somit eine größere Verschiebung des Statolithen nach lateral als nach medial möglich sind. Bei Ableitungen von einzelnen Nervenfasern des Gleichgewichtsorgans von Rochen (LOWENSTEIN und ROBERTS 1949) und von

Affen (FERNANDEZ et al. 1972) zeigten sich ähnliche Asymmetrien der Erregungskurven. Es ist möglich, daß sich auch diese Abweichungen mit der morphologischen Struktur des reizverarbeitenden Apparates in Verbindung bringen lassen. Doch könnten auch hier wiederum Eigenschaften der neuronalen Verarbeitung dafür verantwortlich sein.

2. Die kompensatorische Augenbewegung

Die Ergebnisse von Kapitel C2 (Abb. 11) zeigen, daß sich die kompensatorische Bewegung der Augen jeweils zu einer ganz bestimmten Körperlage und somit Reizsituation in der Statocyste in Beziehung setzen läßt. Eine kompensatorische Bewegung bedeutet, daß die Augen derstellungsänderung des Körpers entgegen bewegt werden. Bei vollständiger Kompensation würden sie in einer raumfesten Position verharren.

Die Augenstiele sind bei *Astacus leptodactylus* schräg nach vorne oben gerichtet (vgl. Abb. 5). Sollen sie bei einer Drehung des Tieres z.B. um die Tierlängsachse in einer raumfesten Position bleiben (= vollständige Kompensation), so müssen sie sich relativ zum Tier entgegen der Drehrichtung auf einem Kegelmantel bewegen, der durch den Winkel der Augenstiele mit der Drehachse des Tieres bestimmt wird (Abb. 4A). Der Betrag der Augenbewegung ist vom Ausmaß der Tierneigung abhängig.

Außer dieser Gegenbewegung spielt für die Aufrechterhaltung des Blickfeldes (Blickfeldkonstanz) auch die Drehung des Auges um seine Längsachse eine Rolle (Augenrollung vgl. Abb. 4B). Der Betrag dieser Augenbewegung ist für ein Auge maximal, wenn seine Achse parallel zur Drehachse ausgerichtet ist.

In Abb. 13 sind die theoretischen Werte einer vollständigen Kompensation in gleicher Darstellung wie die Meßwerte in der Abb. 11 wiedergegeben. Beim Vergleich ist zu beachten, daß die Versuchskurven die Werte für Tierneigungen bis 90° enthalten, die theoretischen Kurven aber nur bis 30° . In den Anfangsabschnitten zeigen die Versuchskurven einen ähnlichen Verlauf wie die theoretischen Kurven. Danach weichen sie teilweise erheblich ab.

Für die weitere Untersuchung dieser Zusammenhänge soll eine andere Art der Darstellung gewählt werden, die einen anschaulichen Vergleich der gemessenen mit den theoretischen Kompensationsbewegungen erlaubt. Die dorso-ventralen werden gegen die rostro-caudalen Bewegungskomponenten aufgetragen (Abb. 14, 15). Jede Kurve in Abb. 14 zeigt die theoretisch zu erwartende Bewegung des Auges im Raum bei vollständiger Kompensation. Sie entspricht einem Abschnitt des Kegelgrundkreises, den die Spitze des Augenstiels auf einer Kugeloberfläche beschreibt (vgl. Abb. 4A). Der Nullpunkt der Kurven entspricht der Ausgangsstellung des Auges, also seiner Ruhestellung. Die Kreise geben die Werte für Stufen der Tierneigung von jeweils 10° an, z.B. bei Drehung um die Tierquerachse $10 - 20 - 30^\circ$ kopfabwärts und $10 - 20 - 30^\circ$ kopfaufwärts. Die Augenrollung ist jeweils, mit dem Faktor 10 multipliziert, als schwarzer Sektor im Kreis eingezeichnet.

Die Versuchsdaten werden in gleicher Weise dargestellt (Abb. 15). Die Versuchskurven decken sich weitgehend mit den Anfangsabschnitten der theoretischen Kurven. Daraus kann man schließen, daß die Kompensationsbewegung des Auges auf dem theoretisch zu fordernden Grundkreis verläuft. Das bedeutet: Die Richtung der gemessenen Augenbewegung entspricht dem bei vollständiger Kompensation zu erwartenden Wert. Das Ausmaß der Augenbewegung bleibt jedoch hinter den Werten einer vollständigen Kompensation zurück. Das wiederum

entspricht dem bekannten Tatbestand, daß die Augenreaktionen sich "nur" mit dem Sinus des Neigungswinkels ändern (SCHÖNE 1954) und folglich eine unvollständige Kompensation darstellen.

Daraus kann man auf zwei unterschiedliche Teilmechanismen der Kompensation schließen, auf einen Vorgang der Kompensation der Neigungsebene und auf eine Kompensation des Neigungswinkels in dieser Ebene. Erstere ist weitgehend vollständig, letztere folgt dem Sinus des Neigungswinkels. Die beiden Komponenten lassen sich zu den Reizvorgängen in Beziehung setzen, wie der folgende Abschnitt zeigt.

3. Die Wirkung der Einzelhaarreizung

Der organadäquate Reiz, die Einwirkung des Statolithen auf das Sinnesepithel, wird durch zwei Größen bestimmt:

1. die Stärke der Scherung und 2. die Richtung der Scherung. Die Stärke der Scherung ändert sich proportional dem Sinus des Winkels der Tierneigung (SCHÖNE 1954). Sie wirkt sich auf die Größe der Abbiegung der Sinneshaare aus. Die Richtung der Scherung wird durch die Drehebene des Tieres festgelegt. Sie wird durch die morphologische Polarisierung und somit die Anordnung der Polarisierungsebenen der Sinneshaare auf dem Statocystenboden erfaßt.

Die kompensatorischen Augenbewegungen nach künstlicher Reizung der Sinneshaare (Abb. 12) sind in Abb. 16 wiederum als Bewegungen auf einer Kugeloberfläche dargestellt. Die Kurven ergeben insgesamt ein Muster, das sich mit dem von intakten Tieren (Abb. 15) vergleichen läßt. Es liegt daher die Annahme nahe, daß jede Haargruppe eine bestimmte, ihr zugeordnete Augenbewegung adäquat auslöst und zwar in einer Weise, die dem Vorgang bei natürlicher Reizung intakter Tiere entspricht.

Beim normalen Tier mit intakten Statocysten verursacht jede Tierdrehung ein für die betreffende Situation typisches Erregungsmuster, das sich aus den Erregungen der einzelnen Sinneshaare zusammensetzt. Bei einer Drehung der Statocyste zur Seite beispielsweise wird die Haargruppe l maximal gereizt. Die Reizung der Sinneshaargruppen rl und cl ist geringer. Die Haargruppen r oder c schließlich werden nicht mehr gereizt. Diese Veränderung der Reizwirksamkeit folgt theoretisch einer Cosinusfunktion. Daraus ergibt sich eine Erregungsverteilung mit einem Gipfel bei den Sinneshaaren, in deren Polarisationssebene die Scherungsrichtung verläuft und die daher maximal gereizt werden. Wie dieses Erregungsmuster in die entsprechende Augenreaktion umgesetzt wird, ist im einzelnen noch nicht klar. Die hier vorgelegten Befunde sprechen jedoch dafür, daß die jeweils maximal gereizten Sinneshaare von entscheidender Bedeutung sind. Denn ihre alleinige Reizung führt schon zu Reaktionen, die denen bei natürlicher Reizung vergleichbar sind. Folgender Mechanismus ist denkbar. In dem Erregungsmuster ist die Lage des Gipfels ausschlaggebend. Die ihm zugeordneten Sinneshaare lösen ein bestimmtes Programm der Augenmuskeltätigkeit aus, welches das Auge in einer bestimmten Richtung bewegt. Die Größe dieser Augenbewegung hängt von der Summe der Erregungen aller Sinneshaare ab, die ihrerseits durch die Scherungsstärke bestimmt wird.

E. Zusammenfassung

1. Die Morphologie der Statocysten von *Astacus leptodactylus* wird beschrieben.
2. Der Bau der Sinneshaare bestimmt ihre Symmetrieebene als Polarisationssebene. Bei einer Tierneigung erfahren jeweils die Sinneshaare eine maximale Reizung, deren Polarisationssebene mit der Scherungsrichtung übereinstimmt.
3. Die der Haarabbiegung zugrundeliegende, natürliche, tangential Statolithenverschiebung wurde gemessen (Abb. 10). Sie ist bei Neigung nach lateral größer als bei Neigung nach medial. Daraus kann auf die Größe der Chordabewegung geschlossen werden, die an die Sinneszellen weitergegeben wird. Außerdem ergibt sich ein von der Drehrichtung abhängiger Unterschied (Hysteresis).
4. Bei normalen Tieren verursacht eine Drehung um horizontal liegende Drehachsen stets kompensatorische Bewegungen beider Augen (Abb. 11, 15). Die Bewegungen wurden in folgenden Freiheitsgraden gemessen: dorso-ventraler und rostro-caudaler Anteil der Augenbewegung, sowie die Augenrollung. Bei Drehung um die Längsachse zeigen beide Augen eine Bewegung entgegen der Drehrichtung. Bei Drehung um die Querachse tritt eine gleichsinnige Bewegung auf. Bei Drehung um eine Achse diagonal zwischen Längs- und Querachse resultieren bei normalen Tieren Augenbewegungen, die zwischen den Bewegungen bei Drehungen um die Längs- oder Querachse liegen.
5. Künstliche Reizung einzelner Sinneshaargruppen mittels eines Mikromanipulators verursacht Augenbewegungen, die für die gereizte Haargruppe spezifisch sind. Sie sind ähnlich denen normaler Tiere bei vergleichbarer natürlicher Reizung, jedoch im Ausmaß reduziert (Abb. 12, 16).

6. Jede Körperlage bedingt eine bestimmte Reizsituation der Statocyste, die ihrerseits zu einer spezifischen Augenbewegung führt. Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, daß die kompensatorische Augenbewegung auf zwei verschiedenen Teilmechanismen aufbaut: auf einer Kompensation der Neigungsebene des Tieres, und auf einer Kompensation des Neigungsbetrags. Die Kompensation der Neigungsebene ist weitgehend vollständig. Sie steht in Beziehung zur Scherungsrichtung und damit zur Polarisationsrichtung der maximal gereizten Sinneshaare. Die Kompensation des Neigungsbetrags ist unvollständig. Sie wird durch die Abbiegungsstärke der Sinneshaare bedingt, hängt also von der Stärke der Scherung ab, die ihrerseits dem Sinus des Neigungswinkels folgt.

Literaturverzeichnis

- COHEN, M.J.: The function of receptors in the statocyst of the lobster *Homarus americanus*.
J. Physiol. 130, 9-34 (1955)
- COHEN, M.J.: The response patterns of single receptors in the crustacean statocyst.
Proc. Roy. Soc. B. 152, 30-49 (1960)
- COHEN, M.J., KATSUKI, Y. & BULLOCK, T.H.: Oscillographic analysis of equilibrium receptors in crustacea.
Experientia 9, 434-435 (1953)
- FERNANDEZ, C., GOLDBERG, J.M. & ABEND, W.K.: Response to static tilts of peripheral neurons innervating otolith organs of the squirrel monkey.
J. of Neurophysiol. 35, 978-997 (1972)
- v. HARREVELD, A.: A physiological solution for fresh-water crustaceans.
Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 34, 428-432 (1936)
- HISADA, M., SUGAWARA, K. & HIGUCHI, T.: Visual and geotactic control of compensatory eyecup movement in the crayfish, *Procambarus clarkii*.
J. Fac. Sci. Hokkaido, University, Ser. VI, Zool. 17 (1) 224-239 (1969)
- JANSE, C.: The function of statolith-hair and free-hook-hair receptors in the statocyst of the crab, *Scylla serrata*.
J. comp. Physiol. 137, 51-62 (1980)

- KINZIG, H.: Untersuchungen über den Bau der Statocysten einiger dekapoder Crustaceen.
Verh. Heidelb. Naturh.-Med. Vereins. N.F.
14, 1-90 (1918)
- KÜHN, A.: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen.
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 24, 262-277 (1914)
- LOWENSTEIN, O. & ROBERTS, T.D.M.: The equilibrium function of the otholith organs of the thornback ray (*Raja clavata*).
J. Physiol. 110, 392-415 (1949)
- OZEKI, M., TAKAHATA, M. & HISADA, M.: Afferent response patterns of the crayfish statocyst with ferrite grain statolith to magnetic field stimulation.
J. comp. Physiol. 123, 1-10 (1978)
- PANNING, A.: Die Statocyste von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* Leach) und ihre Beziehung zu dem sie umgebenden Gewebe.
Z. wissenschaftl. Zool. 123, 305-358 (1924)
- PRECHT, W.: Neuronal operations in the vestibular system. Studies in Brain Function 2. 226 p. Springer Verlag, Berlin (1978)
- RATHMAYER, W.: Methylmethacrylat als Einbettungsmedium für Insekten.
Sep. Experientia 18, 47 (1962)
- SANDEMAN, D.C. & OKAJIMA, A.: Statocyst-induced eye movements in the crab *Scylla serrata*.
J. exp. Biol. 52, 187-204 (1972)

- SCHÖNE, H.: Die statische Gleichgewichtsorientierung
dekapoder Crustaceen.
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 16, 157-162 (1951)
- SCHÖNE, H.: Zur Funktion der Dekapodenstatocyste.
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 17, 89-96 (1952)
- SCHÖNE, H.: Statocystenfunktion und statische Lage-
orientierung bei dekapoden Krebsen.
Z. vergl. Physiol. 36, 241-260 (1954)
- SCHÖNE, H.: On the transformation of the gravity input
into reactions by statolith organs of the
"fan" type.
Fortschr. d. Zool. 23, 120-126 (1975)
- SCHÖNE, H. & STEINBRECHT, R.: Fine structure of statocyst
receptor of *Astacus fluviatilis*.
Nature 220, 184-186 (1968)
- STEIN, A.: Attainment of positional information in the
crayfish statocyst.
Fortschr. d. Zool. 23, 109-118 (1975)
- TAKAHATA, M.: Functional differentiation of crayfish
statocyst receptors in sensory adaptation.
Comp. Biochem. Physiol. 68, 17-23 (1981)
- TAKAHATA, M. & HISADA, M.: Functional polarization of
statocyst receptors in the crayfish
Procambarus clarkii Girard.
J. comp. Physiol. 130, 201-207 (1979)

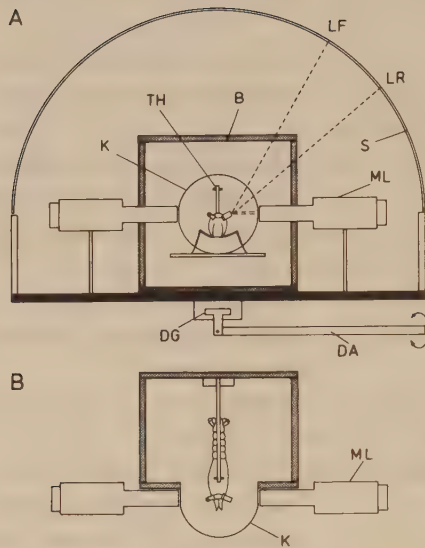


Abb. 1 Versuchsgerät zur Messung der Augenbewegung (Gerät A. Vertikalschnitt durch das Gerät. Über das Drehgelenk (DG) kann das Versuchsgerät in seiner Ausrichtung zum Dreharm (DA) verändert werden. ML = Mikroskopierleuchte; TH = Tierhalterung; B = Tiergefäß; S = Ableseschirm; K = Kugelkalotte (halbkugelförmiger Teil der vorderen Beckenwand); LF = vom Frontspiegel reflektierter Lichtpunkt; LR = vom Winkelspiegel reflektierter Lichtpunkt.

B. Horizontalschnitt durch das Tiergefäß. Die Kugelkalotte sorgt für annähernd geradlinigen Gang des Lichtstrahls durch das Tiergefäß hindurch auf den Ableseschirm.

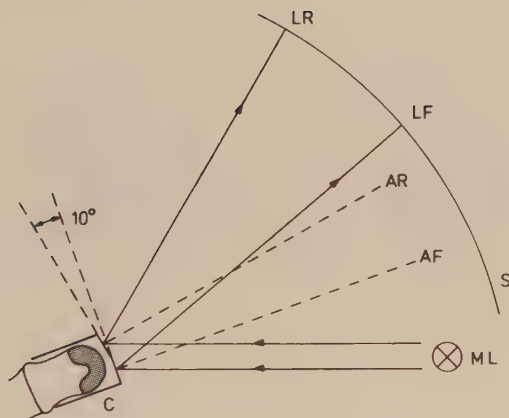


Abb. 2 Registrierung der Augenstellung (schematisch).

C = Augenhütchen mit dem senkrecht zur Augenachse orientierten Frontspiegel und dem dazu um 10° geneigten Winkelspiegel; LF, LR = vom Front- bzw. Winkelspiegel reflektierte Lichtpunkte; AF, AR = Achse (Einfallslot) des Front- bzw. Winkelspiegels; S = Ableseschirm; ML = Mikroskopierleuchte.

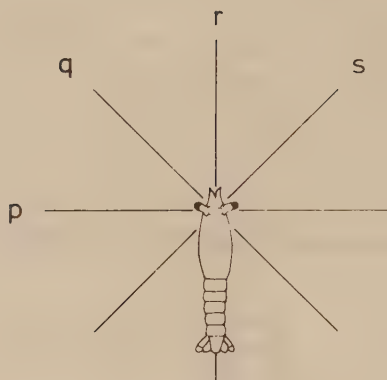


Abb. 3 Drehachsen.

r = Rollachse; p = Nickachse; q, s = Zwischenachsen.

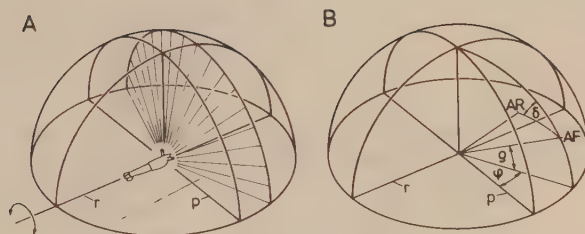


Abb. 4 Schema zur räumlichen Geometrie der Augenbewegung.

A: Das Versuchstier ist unter einer Halbkugel dargestellt. Der Schnittpunkt der Augenstielachsen des Krebses liegt im Mittelpunkt des Basiskreises der Halbkugel. Wird das Tier um seine Längsachse (r) gedreht, so bewegen sich die Augenstiele auf dem, durch dünne Linien gekennzeichneten Kegelmantel.

B: Die Position der Augenstiele ist durch die Winkel φ und θ bestimmt, die Rollung des Auges um seine Längsachse durch den Winkel δ . AF = Achse des Frontspiegels. AR = Achse des Winkelspiegels. r , p = r - bzw. p -Achse.

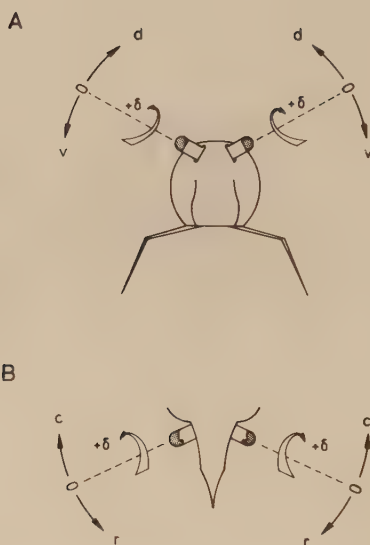


Abb. 5 Bezeichnungen der Augenbewegung.

A: Frontalansicht von *Astacus*. d, v = dorsaler, ventraler Anteil der Augenbewegung; δ = Augenrollung.

B: Dorsalansicht des Kopfabschnittes von *Astacus*. r, c = rostraler, caudaler Anteil der Augenbewegung; δ = Augenrollung (vgl. Kapitel B6).

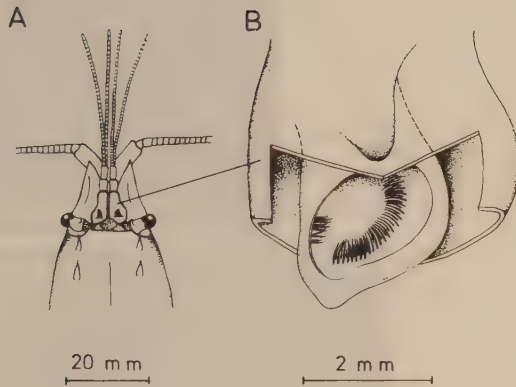
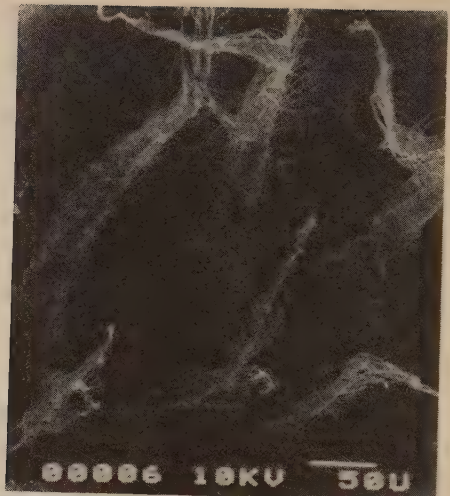


Abb. 6 Lage und Bau der Statocyste.

A: Vorderteil eines Krebses. Das Rostrum ist entfernt. Das kleine Dreieck an der Basis der Antennulen stellt den Eingang zum Statocystenbläschen dar.

B: Rechte Statocyste. Teile der dorsalen Wand des basalen Antennulengliedes und des Statocystenbläschens wurden entfernt. Der Statolith wurde abgetragen. Die Sichelgruppe wird aus einem Kranz innerer und äußerer Haare gebildet. Sie zeigen zum Mittelpunkt der Statocyste. Die am weitesten caudal (= unten) stehenden 8 Haare stellen die Quergruppe dar.

A



B



Abb. 7 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Statocystenhaare.

A: Haare der Sichelgruppe. Die größeren Haare gehören dem äußeren Haarkranz an, die kleineren dem inneren. Deutlich ist die Ausrichtung der Haare zu erkennen. Der Zahn zeigt etwa zum unteren Bildrand, d.h. zur Sichelmitte. Der Ausschnitt stammt aus dem lateralen Bereich (1) der Statocyste (vgl. Abb. 9).

B: Haare der Quergruppe. Die Richtung des Zahns zeigt zum äußeren Rand der Statocyste (im Bild rechts oben).

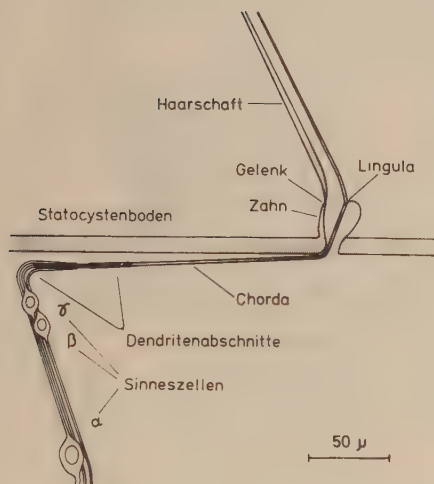


Abb. 8 Feinstruktur der Sinneshaare von *Astacus fluviatilis*. Schnitt durch die Symmetrieebene des Haares (nach SCHÖNE und STEINBRECHT 1968).

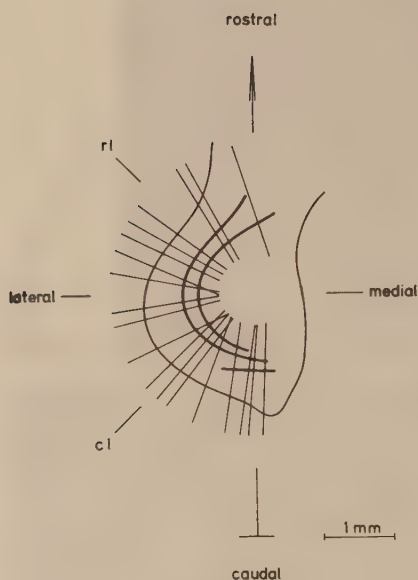


Abb. 9 Schematische Darstellung der Polarisations Ebenen der Sinneshaare.

Die dicken Linien geben die Reihen der Sinneshaare an, die radial angeordneten Linien die Richtung der Polarisations Ebenen. Jede Linie stellt den Mittelwert aus Messungen an 2 - 8 Sinneshaaren in einem Sektor von $5,6^\circ$ dar (Mittel aus 3 Präparaten). Die Zahnseite liegt bei den sichelförmig angeordneten Sinneshaaren jeweils innen, bei den Sinneshaaren der Quergruppe außen. Rostral, lateral, caudal, rl und cl bezeichnen die Richtungen der künstlichen Reizung.

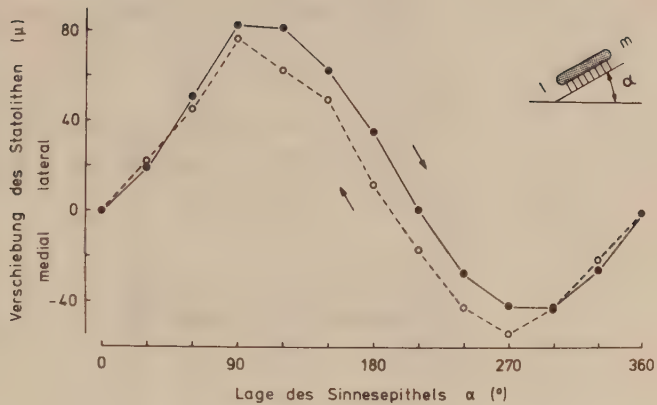


Abb. 10 Statolithenverschiebung bei einer Drehung des Tieres von 360° um die Rollachse.

Ausgezogene Kurve: Drehung beginnt nach lateral (Hinweg).
 Gestrichelte Kurve: Drehung beginnt nach medial (Rückweg).
 l = lateral, m = medial. Jeder Kurvenpunkt stellt das Mittel aus 8 Messungen an 8 Präparaten dar.

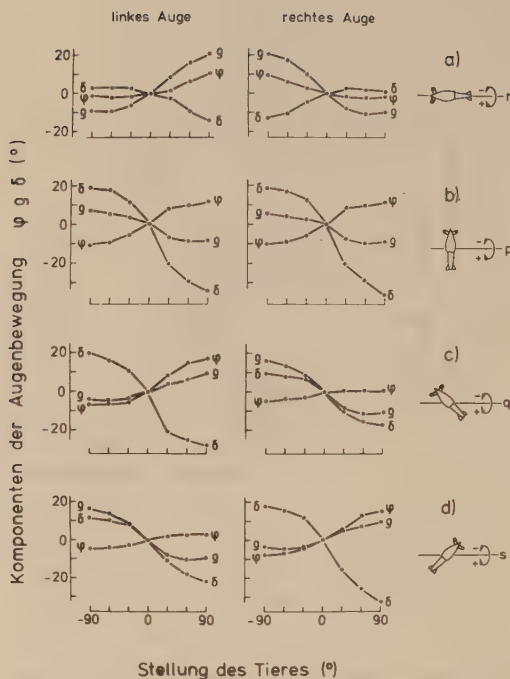


Abb. 11 Kompensatorische Augenbewegung bei Drehung intakter Tiere.

Die Augenbewegung ist in Form der Winkel ψ , g und δ in Abhängigkeit von der Tierlage dargestellt. Die Ein-
satzbilder am rechten Bildrand geben jeweils (von oben ge-
sehen) die Nullage des Tieres in Bezug zur Drehachse
wieder; die Vorzeichen an den Drehpfeilen entsprechen denen
der Abszissenskalen; r , p , q , s = Drehachsen. Jeder Kurven-
punkt stellt das Mittel aus 12 Messungen an 6 Tieren dar.

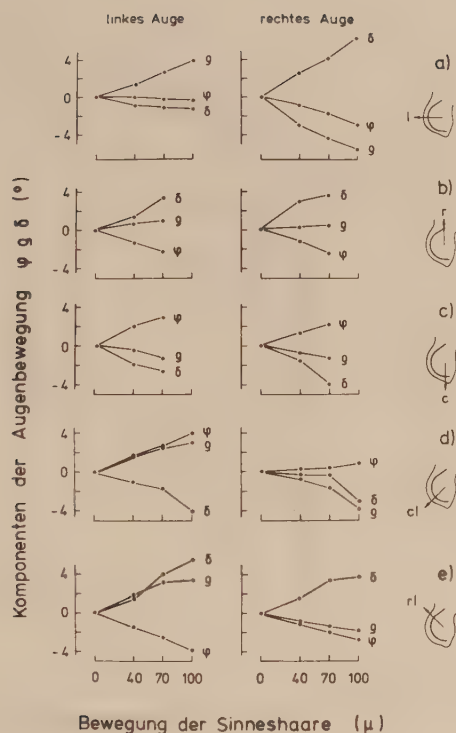


Abb. 12 Augenbewegung bei künstlicher Reizung einzelner Sinneshaargruppen.

Die Augenbewegung ist in Form der Winkel ψ , g und δ in Abhängigkeit von der Größe des Reizes gezeichnet. Der Pfeil in den Statocystensymbolen am rechten Bildrand gibt die jeweilige Richtung (l, r, c, cl, rl) des Reizes an. Jeder Kurvenpunkt stellt das Mittel aus 8 Messungen an 6 Tieren dar.

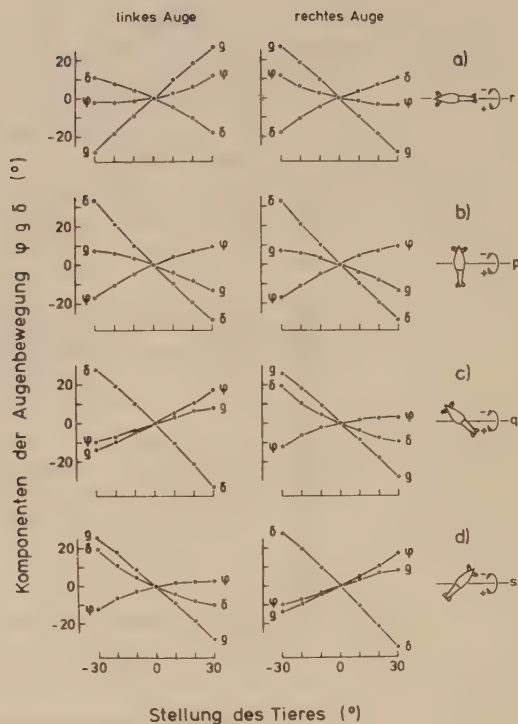


Abb. 13 Theoretische Werte der Augenbewegung für eine vollständige Kompensation.

Die Komponenten der Augenbewegung (ψ , g , δ) sind in Abhängigkeit von der Tierneigung gezeichnet (Einsatzbilder vgl. Abb. 11).

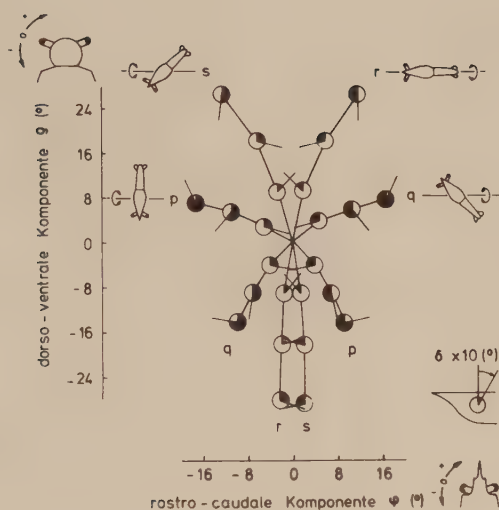


Abb. 14 Theoretische Werte der Bewegung des linken Auges für eine vollständige Kompensation.

Die dorso-ventrale Komponente (Winkel g) ist in Abhängigkeit von der rostro-caudalen (Winkel ψ) aufgetragen. Die Augenrollung (Winkel δ) ist jeweils als schwarz ausgefüllter Sektor (vergrößert um den Faktor 10) der Kreise angegeben. Der Nullpunkt entspricht der Ausgangsstellung des Auges in der Ruhelage des Tieres (Ruhelage s. Einsatzbilder = Tiere in Horizontalebene; p, q, r, s = Drehachsen). Vom Nullpunkt ausgehend, stellen die Kreise die Werte bei Neigungen von 10° , 20° und 30° dar, wobei die aufwärts gerichteten Kurventeile Drehungen entgegen dem Uhrzeigersinn entsprechen, die abwärts gerichteten Drehungen im Uhrzeigersinn; der Uhrzeigersinn ergibt sich beim Betrachten der Einsatzbilder vom rechten Bildrand her.

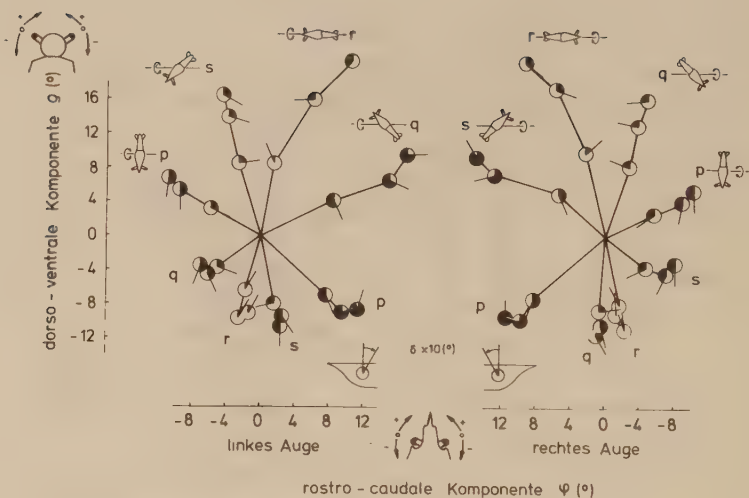


Abb. 15 Kompensatorische Augenbewegung bei Drehung intakter Tiere.

Abszisse: Rostro-caudale Komponente der Augenbewegung (Winkel ψ). Ordinate: Dorso-ventrale Komponente der Augenbewegung (Winkel g). Die Augenrollung (Winkel δ) ist als schwarz ausgefüllter Sektor (vergrößert um den Faktor 10) in den Kreisen angegeben. Der Nullpunkt entspricht der Ausgangsstellung des Auges in der Ruhelage des Tieres. Die Kreise geben die Augenposition bei Neigungen von 30° , 60° und 90° an (vom Nullpunkt aus gerechnet). Die Einsatzbilder zeigen die 90° -Lage des Tieres, die dem danebenstehenden Kurvenende entspricht; das entgegengesetzte Kurvenende entspricht der um 180° verschiedenen Lage. p, q, r, s = Drehachsen.

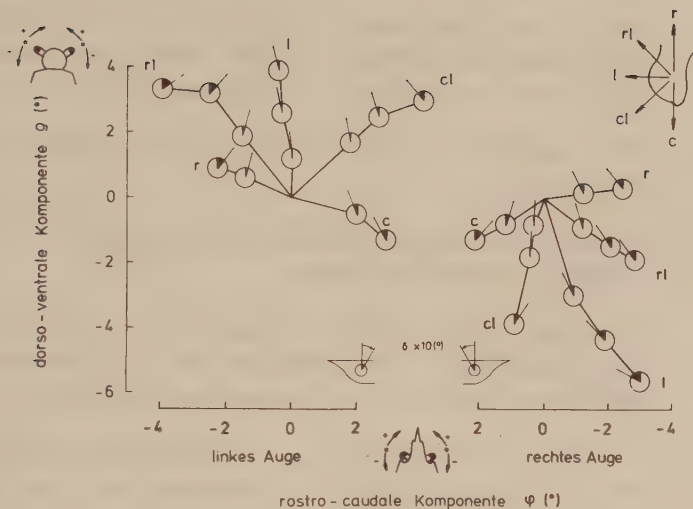


Abb. 16 Augenbewegung nach künstlicher Reizung einzelner Sinneshaargruppen.

Abszisse: Rostro-caudale Komponente der Augenbewegung (Winkel φ); Ordinate: Dorso-ventrale Komponente der Augenbewegung (Winkel g). Die Augenrollung (Winkel δ) ist als schwarz ausgefüllter Sektor (vergrößert um den Faktor 10) in den Kreisen angegeben. Der Nullpunkt entspricht der Augenposition bei Ruhestellung der Sinneshaare. Die Kreise geben die Augenposition bei einer Auslenkung der Haargruppen von 40μ , 70μ und 100μ an. Die Buchstaben neben den Kurven kennzeichnen die gereizten Haargruppen entsprechend dem Einsatzbild rechts oben, das die Reizrichtung (r, rl, l, cl, c) der Haargruppen im Statocysten-umriß zeigt.

Lebenslauf

Am 29. April 1942 wurde ich als zweites Kind des Technisch Bundesbahn Oberamtsrates Alfred Stein und dessen Ehefrau Wally, geb. Scholkowski in Breslau geboren.

1962 legte ich an der Oberrealschule in Regensburg das Abitur ab.

An den Universitäten München und Erlangen studierte ich Biologie, Chemie und Sport.

Nach dem Staatsexamen in Biologie und Sport im Frühjahr 1970 arbeitete ich bis Februar 1974 als Stipendiat am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen.

Im Frühjahr 1976 legte ich in Erlangen die Pädagogische Prüfung für das Lehramt an Gymnasien ab. Seit diesem Zeitpunkt arbeite ich am Rhön-Gymnasium in Bad Neustadt/Saale.

Lebenslauf

Am 25. April 1922 wurde ich als zweites Kind des Technikers
Friedrich Christian Wilhelm Alfred und seiner Ehefrau
Hilke, geb. Schmalz, in Berlin geboren.

1932 legte ich an der Oberschule in Berlin das
Abitur ab.

In der Universität Berlin und Potsdam studierte ich
Biologie, Chemie und Physik.

Während des Studiums in Berlin und Potsdam wurde ich
1936 Mitglied der Partei der Deutschen Arbeiter und
1937 Mitglied der Partei der Deutschen Arbeiter und
1938 Mitglied der Partei der Deutschen Arbeiter und

Im Sommer 1938 legte ich in Göttingen die Fachprüfung
für das Lehramt an Gymnasien ab. Seit diesem Jahre
bin ich als Lehrkraft in der Gymnasial- und

